# Der Einfluß von Trematoden auf den Gasstoffwechsel von *Stagnicola palustris* Müll.

**Inaugural-Dissertation**

der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

**Wilhelm Becker**

aus Ansbach Mfr.

1964

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG, Würzburg

1965 № 163

Als Dissertation genehmigt von der
Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg

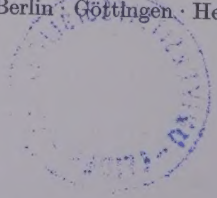
Tag der mündlichen Prüfung: 19. Februar 1964

Dekan: Universitätsprofessor Dr. H. Behrens

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H. J. Stammer

Sonderdruck aus
Zeitschrift für Parasitenkunde, Bd. 25, Heft 1, S. 77—102 (1964)
Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg · New York



Z. f. Parasitenkunde 25, 77—102 (1964)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

# DER EINFLUSS VON TREMATODEN AUF DEN GASSTOFFWECHSEL VON *STAGNICOLA PALUSTRIS* MÜLL.*

Von

WILHELM BECKER

Mit 10 Textabbildungen

*(Eingegangen am 18. April 1964)*

## Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung . . . . . 77
II. Der Gesamtgasstoffwechsel der befallenen und parasitenfreien Schnecken . 78
1. Tiermaterial . . . . . 79
2. Methode der Untersuchung . . . . . 81
3. Diskussion der Methode . . . . . 82
4. Ergebnisse . . . . . 83
a) Sauerstoffverbrauch bei nichtinfizierten Tieren S. 83. — b) Sauerstoffverbrauch bei infizierten Tieren S. 84. — c) Der respiratorische Quotient S. 85.
5. Diskussion der Ergebnisse . . . . . 86
III. Die Untersuchung des Gasstoffwechsels der Sporocysten . . . . . 87
1. Beschreibung der Apparatur . . . . . 87
2. Durchführung der Versuche . . . . . 89
3. Das Tiermaterial . . . . . 94
4. Diskussion von Apparatur und Methode . . . . . 95
5. Die Ergebnisse der Gasstoffwechseluntersuchungen an Sporocysten . . 96
6. Diskussion der Ergebnisse . . . . . 97
Zusammenfassung . . . . . 100
Literatur . . . . . 101

## I. Einleitung

Die meisten Untersuchungen, die von stoffwechselphysiologischen Beziehungen zwischen Trematoden und ihren Wirten handeln, beleuchten die Verhältnisse im Endwirt.

Die ersten, die den Einwirkungen der Trematoden auf Zwischenwirte eigene Arbeiten widmeten, waren FAUST (1920) und KJERSCHOW-AGERSBORG (1924). Das Augenmerk von FAUST richtete sich ausschließlich auf die histologischen und cytologischen Veränderungen, die durch eine Infektion in der Mitteldarmdrüse hervorgerufen werden, während KJERSCHOW-AGERSBORG auch verschiedene andere Organe in seine Untersuchungen mit einbezog. Vorher finden sich zwar bei LEIPER (1915) und WALTON (1918) schon gelegentliche Beobachtungen über den Einfluß der Trematoden auf Schnecken. Sie streifen aber das ganze Problem nur am Rande.

* Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. NEUHAUS, danke ich für die Überlassung des Themas und seine stetige, freundliche Unterstützung in allen Fragen.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN

Genauere Kenntnisse, vor allem was die Wachstumsverhältnisse bei befallenen Schnecken betrifft, vermitteln die Arbeiten von ROTHSCHILD (1938) über *Peringia ulvae*, NEUHAUS (1939) und BOETTGER (1953) über *Zebrina detrita* und DAUR (1949) über *Limnaea stagnalis* und einige andere Arten. Von weiteren histologisch-cytologischen Veränderungen durch Trematodeninfektion berichten NEUHAUS (1940, 1949) in seinen Arbeiten über parasitäre Kastration und DAUR (1949).

Alle diese Befunde, die eine weitgehende Beeinflussung des Stoffwechsels der Schnecken durch Trematoden erkennen lassen, lassen es als richtig erscheinen, direkte Messungen von Stoffwechselgrößen an parasitierten und nichtparasitierten Tieren vorzunehmen.

HURST (1927) hat das, neben morphologischen Untersuchungen, als erster getan und dabei einen um 7,1% höheren Sauerstoffverbrauch und eine um 7,9% höhere Kohlendioxydabgabe gegenüber den Werten bei normalen Tieren festgestellt. Daraus läßt sich eine Veränderung des respiratorischen Quotienten um 2,4% ableiten. Weiterhin bestimmte er den Gehalt sowohl an Fett wie an Glykogen und fand für den ersten Fall eine Zunahme, für den zweiten Fall eine Abnahme im parasitierten Tier.

Bei meinen Untersuchungen ist die Methode gegenüber der von HURST verwendeten zum Teil wesentlich verändert, wodurch im ganzen eine erhöhte Genauigkeit erreicht werden konnte.

Untersuchungen über den Gasstoffwechsel vom Trematoden sind bis jetzt sehr spärlich.

Relativ häufig untersucht wurden die Verhältnisse an den geschlechtsreifen Stadien (v. GREMBERGEN 1949, HARNISCH 1932, BUEDING 1950, LAZARUS 1950, HUNTER und VERNBERG 1955, GOIL 1958, 1961). Bei den Larvenstadien der Parasiten dagegen ist bis jetzt nur etwas über den Sauerstoffverbrauch von Cercarien (PIJOAN, KOZLOFF und KUNTZ 1945) und von Miracidien (HORSTMANN 1962) bekannt. Untersuchungen an Redien und Sporocysten scheinen völlig zu fehlen.

Um das Wirt-Parasiten-Verhältnis genauer zu beschreiben, ist aber eine Einzeluntersuchung der Parasiten unumgänglich. Deshalb schließt sich an meine Untersuchung der Schnecken eine Untersuchung der Sporocysten an. Sie wurde mir durch drei Arbeiten erleichtert, die FRIEDL 1961 veröffentlichte. Ihm gelang es, Redien in vitro zu halten, und es zeigte sich, daß sich seine Methode ohne weiteres auch auf die von mir untersuchten Sporocysten anwenden ließ.

## II. Der Gesamtgasstoffwechsel der befallenen und parasitenfreien Schnecken

Der Gasstoffwechsel der Schnecken wurde in einer Warburg-Apparatur von Braun-Melsungen Typ V 85 untersucht. Von den im ganzen 14 Manometern dienten je 5 dazu, den Sauerstoffverbrauch und den $CO_2$-$O_2$-Wert zu messen. Die restlichen vier wurden als Thermobarometer verwendet.

Die ganze Apparatur (Abb. 1) stand in einer Kammer mit konstant gehaltener Temperatur. Ein Kontaktthermometer, auf dem die gleiche Temperatur wie im Wasserbad eingestellt war, heizte über ein Relais mit einer 200 W-Glühbirne die etwa 2 $m^3$ dieses Raumes. Zwei Ventilatoren wälzten die Luft um. Einer davon

war mit einem elektrischen Ofen von 900 Watt verbunden und erleichterte so das Aufheizen der Kammer. Die Schüttelvorrichtung der Apparatur war auf eine Frequenz $f = 80\ \text{min}^{-1}$ bei einer Amplitude von 1,3 cm eingestellt. Sie wurde stets nur kurze Zeit verwendet (s. u.).

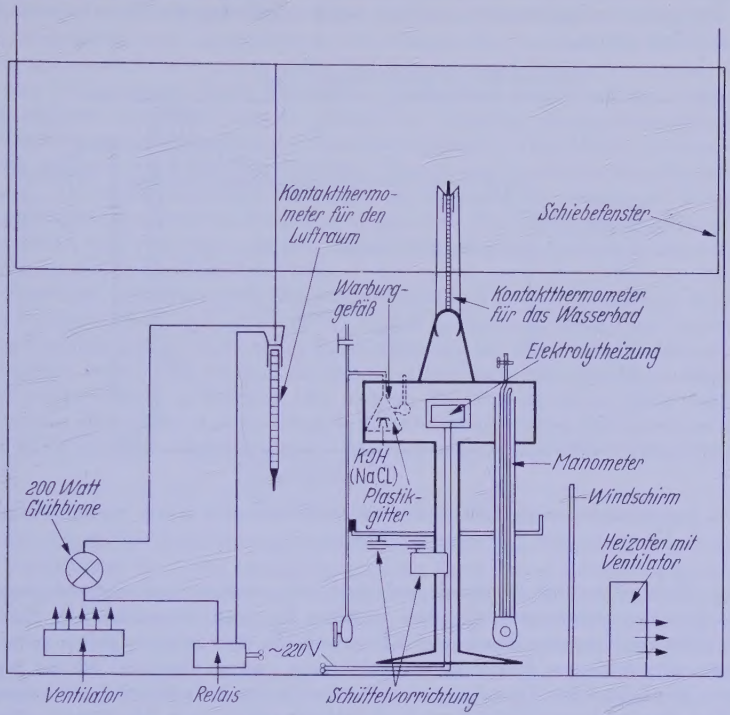



Abb. 1. Warburg-Apparatur mit Hilfseinrichtungen. (Erläuterungen im Text)

## *1. Tiermaterial*

Untersucht wurden zunächst zwei Arten aus der Familie der Limnaeidae, *Galba truncatula* MÜLL. und *Stagnicola palustris* MÜLL. Da aber das Material von *Galba truncatula* nicht sehr einheitlich war und die geringe Größe der Tiere eine genaue Einzeluntersuchung mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht erlaubte, beruhen die Ergebnisse in der Hauptsache auf den Versuchen an *Stagnicola palustris*. Wo Ergebnisse von *Galba truncatula* erwähnt werden, ist besonders darauf hingewiesen. Die Stoffwechseluntersuchungen an den Parasiten sind ausschließlich an Sporocysten von *Stagnicola palustris* gewonnen.

*Galba truncatula* wurde an verschiedenen Stellen gesammelt. Erwähnenswert ist ein Massenvorkommen in einem Bewässerungsgraben mit trübem, verunreinigtem, faulig riechendem Wasser bei Frauenaurach. Stellenweise wurden auf einem Quadratmeter 800—1000 Tiere gezählt. Es handelte sich aber um ausgesprochene Kümmerformen. Geschlechtsreife Tiere mit einer Achsenlänge von $4^1/_2$—$5^1/_2$ mm waren die Norm. Ihrer geringen Größe wegen kamen sie für Versuche kaum in Frage.

Die größten Exemplare von *Galba truncatula* wurden bei Leuzenberg in der Nähe von Lauf gefunden. Die Achsenlängen gingen teilweise über 10 mm hinaus.

Die Tiere lebten in Wagenrinnen und Fußspuren, die, da an dieser Stelle ein Quellhorizont ausstrich, das ganze Jahr über Wasser führten. Der Boden war tonig, von einer dichten Grasnarbe bedeckt. Wie außerordentlich widerstandsfähig die Tiere sind, geht daraus hervor, daß die kleinen Wasserflächen zum Teil völlig mit einer Ölschicht überzogen waren und das auf das Befinden der Tiere keinerlei Einfluß zu haben schien.

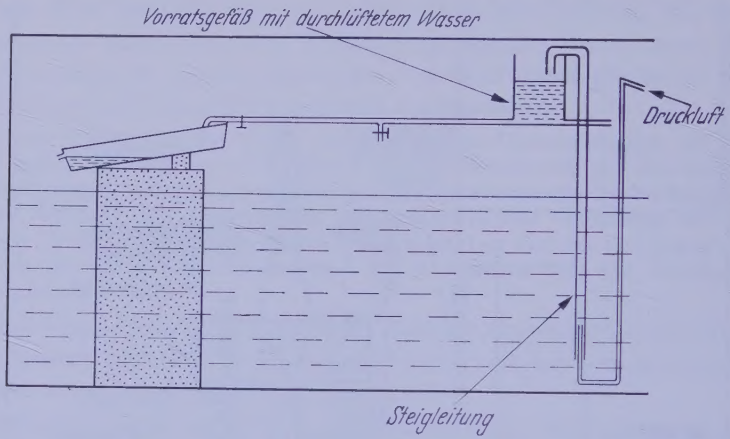



Abb. 2. Aquarieneinrichtung zur Haltung von *Galba truncatula* MÜLL. (Erläuterungen im Text)

Die Exemplare von *Stagnicola palustris*, der zweiten von mir untersuchten Schneckenart, entstammten alle dem gleichen Fundort, einem kleinen Bach im Wald zwischen Erlangen-Bruck und Eltersdorf. In den meisten Fällen saßen die Tiere an abgestorbenen Pflanzen, unter Blättern und an Gräsern, die ins Wasser hingen. Die Länge der Tiere lag zwischen 10—22 mm bei etwa sechs Windungen, zum Teil also in einem Größenbereich, den MEHL (1932) noch den Kümmerformen zurechnet. Der schlammige Untergrund mit reichem Pflanzenwuchs und die sehr geringe Fließgeschwindigkeit deuten für sich auf günstige Lebensbedingungen. Jedoch könnte die schwachsaure Reaktion des sehr klaren Wassers (Humussäure?) die Ursache für relativ schlechtes Wachstum der Schnecken sein.

Rund 30% der untersuchten Exemplare waren mit Trematoden befallen. Es handelte sich dabei um Sporocysten, von denen etwa ein Drittel fast fertig ausgebildete Xiphidiocercarien enthielt. Die Cercarien stimmten mit *Cercaria helvetica XXX* DUBOIS (1929) fast vollständig überein. Nur in der Länge des Bohrstachels unterschieden sie sich. DUBOIS gibt als Mindestlänge 26 $\mu$ bei etwa 4 $\mu$ Durchmesser an. Gefunden wurde 17 $\mu$ bei ebenfalls 4 $\mu$ Durchmesser.

Die Infektionen waren so stark, daß gewöhnlich vom Gewebe der Mitteldarmdrüse kaum noch etwas zu erkennen war. Das ganze Organ schien, wie es HURST (1927) bereits ausdrückte, vollständig durchlöchert („riddled"). Im Gegensatz dazu saßen die Sporocysten an den Geschlechtsorganen, mit Ausnahme der Zwitterdrüse, und am Darm an der Außenseite und ragten ins Lumen der Leibeshöhle vor.

Im Verlauf meiner Sammeltätigkeit stieß ich gelegentlich auf leere Schneckengehäuse, denen die Spitze fehlte. Auch wurden des öfteren Amseln beobachtet, wie sie Schnecken von der Spitze her aufhackten. Ob sich die Vögel auf diesem Wege infizieren, ist fraglich und im Hinblick auf einen Hilfswirt, in den Xiphidiocercarien gewöhnlich eindringen, unwahrscheinlich.

Von den beiden untersuchten Schneckenarten wurden nur Individuen von *Galba truncatula* über längere Zeit im Institut gehalten. Von zwei verwendeten Methoden erwies sich die folgende als günstig (Abb. 2).

In einem 500-Liter-Aquarium, das zu dreiviertel mit Wasser des Fundortes gefüllt war, standen runde Tonschalen von 27 cm Durchmesser knapp über der Wasseroberfläche auf Ziegelsteinen. Der Boden der Schalen, der mit Schlamm 1 mm hoch bedeckt war, neigte sich schwach gegen einen Auslauf hin so, daß Wasser die eine Hälfte seiner Fläche überspülte. Glasplatten sowohl auf den Schalen wie auch auf dem Aquarium hinderten einmal die Schnecken daran, herauszukriechen, zum anderen setzten sie stark die Verdunstung herab. Das Wasser in den Schalen wurde laufend durch gut durchlüftetes Wasser aus einem kleinen Vorratsgefäß ersetzt. Im Aquarium hatte sich bald ein ausgedehnter Besatz an Diatomeen hauptsächlich der Gattung *Naviculoidea*, gebildet. Er konnte von den Glaswänden abgeschabt und verfüttert werden. Zusätzlich bekamen die Schnecken noch gut durchgekneteten Kopfsalat zu fressen.

*Stagnicola palustris* wurde für jeden Versuch zu einem bestimmten Zeitpunkt vom Fundort geholt und anschließend an das Experiment getötet und untersucht. Ihrer Haltung dürften aber keine Schwierigkeiten im Wege stehen, denn mehrere Exemplare ließen sich, in eine Glasschale mit Wasser des Fundortes eingesetzt, ohne weiteres über 5 Wochen hin halten. Im Verlauf dieser Zeit waren die Schnecken stets aktiv, d. h. sie krochen nicht aus dem Wasser heraus, um sich dann weit in ihr Gehäuse zurückzuziehen. Als Nahrung dienten abgestorbene Pflanzenreste.

### *2. Methode der Untersuchung*

Die folgenden Ausführungen beziehen sich nur auf *Stagnicola palustris*. Auf die Verhältnisse bei *Galba truncatula* wird am Ende dieses Abschnitts kurz eingegangen. In der obenerwähnten Warburg-Apparatur wurde als Absorptionsflüssigkeit für Kohlendioxyd Kalilauge 5% verwendet. Um die Werte für $CO_2$—$O_2$ zu erhalten, wurden die kleinen Zylinder in den Reaktionsgefäßen (Braun-Melsungen Typ A 05-00) mit gesättigter, salzsaurer Kochsalzlösung gefüllt. Die Mengen betrugen sowohl für Kalilauge wie für die Kochsalzlösung 0,5 ml. Kleine Gitterchen aus Plastikmaterial hielten die Schnecken von diesen Flüssigkeiten fern. 0,3 ml destilliertes Wasser im Reaktionsgefäß sorgten für eine genügend feuchtigkeitsgesättigte Atmosphäre. Die Versuchstemperatur war 25° C. Als Zeitraum für den Temperaturausgleich der ins Wasserbad eingehängten Gefäße erwies sich eine Stunde als genügend. Innerhalb dieses Zeitraums hatte sich auch die Aktivität der Schnecken auf einen Wert eingespielt, der für die Dauer des Versuchs ziemlich konstant blieb. Das zeigte sich in den proportional der Zeit anwachsenden Manometerständen. Zwischenablesungen wurden alls 2 Std durchgeführt.

Die Versuchsdauer erstreckte sich, einschließlich Schütteln in den letzten 20 min, auf 6—7 Std. Schütteln während des ganzen Versuchs mußte aufgegeben werden, da dabei die Schnecken zu einem hohen Prozentsatz den Versuch nicht überlebten. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Tiere verbluteten, da nach G. Müller (1955) Lymaeiden, insbesondere *Lymnaea stagnalis*, beim Zurückziehen ins Gehäuse viel Blut durch die Haut abgeben und die Schüttelerschütterung ein wiederholtes Zurückziehen veranlassen kann. Ein Fehler durch zu kurzzeitiges Schütteln trat nicht auf, wie Vergleichsversuche ergaben.

An die letzte Ablesung schloß sich die sofortige Untersuchung der Reaktionsgefäße an. Protokolliert wurden:

1. das Verhalten der Schnecken (ihre Aktivität),
2. die während des Versuchs eventuell erfolgte Abgabe von Laich bzw. das Ausschwärmen von Cercarien.

Zum Abschluß der Untersuchung wurden die einzelnen Exemplare gewogen. Um das vom Versuch her noch anhaftende Wasser zu entfernen, konnte nicht mit Filterpapier abgetrocknet werden. Denn wenn sich die Schnecken weit in ihr Gehäuse zurückziehen, und das tritt bei derartig energischem Abtrocknen auf, verlieren die Tiere bis zu 80% ihres Blutes (MÜLLER 1955). Ein solch großer Verlust verbreitert aber die Fehlergrenzen so stark, daß die gewonnenen Ergebnisse zu unsicher werden.

Als günstig hat sich dagegen folgende Methode erwiesen. Die Schnecken wurden mit ihren Schalenspitzen auf Plastilin gestellt, in einem Raum mit mittlerer Luftfeuchte von 50—60%. Nach etwa 3 Std hatten sie sich, bei anfänglich sehr aktiven Bewegungen, in ihr Gehäuse zurückgezogen, und zwar immer um einen konstanten Betrag und konnten so gewogen werden. Wurden sie anschließend in normaler Lage auf eine trockene Glasplatte gesetzt, so krochen sie schon nach 1—2 min wieder umher. Waren sie gewogen, so wurden sie durch kurzzeitiges Eintauchen (15 sec) in siedendes Wasser getötet und anschließend auf Parasiten untersucht. Es ergab sich ein ungefähres Verhältnis zwischen infizierten Tieren und nichtinfizierten von 1:2,2.

Die Schalen wurden getrocknet und getrennt gewogen. Aus der Differenz von Schneckengewicht und Schalengewicht errechnete sich das in die Auswertung eingeführte „aktive Schneckengewicht".

### *3. Diskussion der Methode*

*Apparative Faktoren.* Genauigkeit und Fehlergrenzen der verwendeten Warburg-Apparatur.

Die Gefäßvolumina wurden manometrisch nach der Differenzmethode ermittelt (*Biochemisches Taschenbuch* 1956). Selbst wenn man die Fehlergrenzen von 1—2% dieser Bestimmung verdoppeln würde, bliebe das für das erhaltene Versuchsergebnis von untergeordneter Bedeutung.

Einwirkungen von Temperaturunterschieden können ausgeklammert werden, da durch Kontaktthermometer und Elektrolytheizung die Temperatur auf $\pm 1/_{50}{}^{0}$C genau gehalten wurde. Die gleichbleibende Erwärmung des Luftraumes um den Warburg-Apparat schaltete zudem Einflüsse, bedingt durch ungünstige Lage einzelner Manometer im Luftraum, aus.

*Die Ablesegenauigkeit.* Die Ablesegenauigkeit der entstandenen Druckdifferenzen betrug, bei parallaxenfreier Ablesung, $\pm 0{,}2$ mm. Dieser Fehler steht einem durchschnittlichen Gesamtausschlag von 80 mm gegenüber. Er kann also ohne weiteres vernachlässigt werden.

Die in die Reaktionsgefäße eingefüllten Flüssigkeitsmengen waren, bei etwa 15000 mm³ durchschnittlichem Gefäßvolumen, auf $\pm 1{,}5$ mm³ genau abgemessen. Kohlendioxidabsorption durch das zugegebene destillierte Wasser wurde über den Bunsenschen Absorptionskoeffizienten in die Rechnung mit einbezogen.

Die Schnecken wurden mit einer Torsionswaage von Hartmann & Braun, Typ Wjm 100, auf $\pm 0{,}10$ mg genau gewogen. Im Vergleich dazu lag das durchschnittliche Gesamtgewicht von *Stagnicola palustris* bei etwa 120 mg. Über die Genauigkeit, mit der das „aktive Schneckengewicht" festgestellt wurde, siehe oben.

*Biologische Faktoren.* Es sind vor allem drei Faktoren (HURST 1927), die den Stoffwechsel stark beeinflussen können.

Alter und Gewicht stehen in enger Beziehung zur Stoffwechselintensität. Nur Tiere, die in diesen beiden Punkten übereinstimmen, können miteinander verglichen werden.

Änderungen in der Aktivität ziehen auch Änderungen in der Sauerstoffaufnahme und Kohlendioxidabgabe nach sich. Das Bestreben geht deshalb dahin, die Schnek-

ken stets in gleichem konstantem, Bewegungszustand zu halten. Aus den Tabellen von HURST (1927) kann entnommen werden, daß sich bei seinen Exemplaren, er untersuchte *Physa occidentalis*, nach 1 Std die Aktivität auf einen ganz bestimmten, für den Versuch etwa konstanten Wert eingespielt hatte. Unter Aktivität versteht er dabei nur die Bewegungsaktivität, die er in fünf Klassen abstuft. Sein Befund bestätigte sich auch bei meinen Versuchen.

Bedeutungsvoll ist der physiologische Zustand. Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, war darauf zu achten, daß nur Schnecken aus demselben Biotop herangezogen wurden, daß diese Schnecken weiterhin zum Zeitpunkt des Einsammelns mit dem Fuß am Substrat aufsaßen und keine erkennbaren Verletzungen noch ungewöhnliche Aktivitäten aufwiesen. Es war ferner zu beachten, daß das Stoffwechselgeschehen der Tiere von der Jahreszeit abhängig ist und daher Versuche aus dem Frühjahr nicht ohne weiteres mit solchen aus dem Herbst verglichen werden können.

Die Temperatur wurde in allen Versuchen konstant gehalten. In der kurzen Zeit von 1 Std, die für den Temperaturausgleich zur Verfügung stand, spielte sich nun zwar die Aktivität, wie oben erwähnt, auf einen ziemlich konstanten Wert ein, damit war aber noch nicht eine völlige Temperaturadaptation an die neue Umgebung gesichert (PRECHT 1939). Doch da diese Unsicherheit bei allen Versuchen in gleicher Weise auftrat, können sich Abweichungen nur in den absoluten Werten zeigen, nicht aber in den relativen Unterschieden zwischen parasitierten und nichtparasitierten Tieren. Dieser Gesichtspunkt mußte überlegt werden, weil die Schnecken nicht im Institut gehalten, sondern erst 2 Std vor dem Versuch gesammelt wurden, und zwar stets aus dem gleichen Biotop, so daß die Gewähr für möglichst übereinstimmenden physiologischen Zustand gegeben war.

HURST (1927) versuchte die ungenügende Temperaturadaptation dadurch auszugleichen, daß er seine Tiere vor dem Versuch für kurze Zeit in Aquarien bei Zimmertemperatur (seiner Versuchstemperatur) hielt. Genaue Angaben darüber macht er aber nicht.

### *4. Ergebnisse*

**a) Sauerstoffverbrauch bei nichtinfizierten Tieren.** Sie zeigten in 38 Versuchen einen durchschnittlichen Sauerstoffverbrauch von etwa 0,170 $mm^3/mg \cdot Std$, der bei kleineren Tieren größer, bei den größeren kleiner war (Abb. 4).

Das besagt, daß der Gasstoffwechsel nicht, wie etwa bei Heliciden (LIEBSCH 1928, BERTALANFFY 1941), einfach der Masse linear proportional ist. In der allgemeinen Formel über die Beziehungen der Stoffwechselgrößen zum Gesamtgewicht ausgedrückt, bedeutet es, daß die Allometriekonstante $a \neq 1$.

$$\log S = \log b + a \log G,$$

wobei

$S$ = Stoffwechselgröße,
$b$ = artspezifische Konstante,
$a$ = Allometriekonstante,
$G$ = Gewicht

ist.

Mit Hilfe der Korrelationsrechnung ist es möglich, dieses Ergebnis zu sichern. Wäre lineare Gewichtsproportionalität vorhanden ($a = 1$), so müßte der Korrelationskoeffizient $r = 0$ sein. Die Rechnung ergibt aber ein $r = 0{,}47$, und das bedeutet bei der Zahl von Freiheitsgraden $m = 36$ bereits einen statistisch gesicherten Zusammenhang zwischen Sauerstoffverbrauch pro mg und Stunde und dem Gesamtgewicht (Rechnung nach RINGLEB 1937, KOLLER 1940, 1943).

Welche Größe diese Allometriekonstante $a$ bei *Stagnicola palustris* wirklich hat, kann aus den wenigen Werten, die zudem alle in annähernd derselben Gewichtsklasse liegen, nicht mit Sicherheit festgestellt werden. In Abb. 3 sind die Werte aufgetragen und die Grenzen für $a = 1$ (lineare Gewichtsproportionalität) und $a = {}^2/_3$ (lineare Oberflächenproportionalität) eingezeichnet. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß der wahre Wert dazwischen liegt (BERTALANFFY 1941, FÜSSER und KRÜGER 1951).

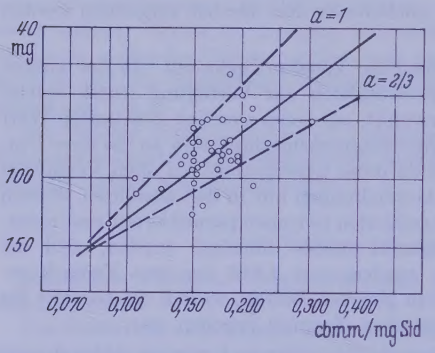



Abb. 3. Beziehungen zwischen Sauerstoffverbrauch und Gesamtgewicht in allometrischer Darstellung. (Erläuterungen im Text)

**b) Sauerstoffverbrauch bei infizierten Tieren.** Es ist hier, nach dem oben dargelegten Befund, ebenfalls eine Abhängigkeit zwischen Sauerstoffverbrauch pro mg und Stunde und dem Gesamtgewicht zu erwarten.

Statistisch zeigt sich das in dem deutlich von 0 verschiedenen $r = 0{,}30$, wenn auch die relativ geringe Zahl der infizierten Tiere eine völlige Sicherung auf mathematischem Wege nicht zuläßt. Es scheint aber gerechtfertigt, in Analogie zu den Verhältnissen bei nichtinfizierten Tieren, eine solche Abhängigkeit anzunehmen. Denn selbst wenn das Parasitengewebe eine lineare Gewichtsproportionalität zeigen würde, könnte sich der Allometriekoeffizient nur etwas näher auf $a = 1$ hin verschieben, $a = 1$ aber nie erreichen.

## Die Unterschiede im Sauerstoffverbrauch zwischen infizierten und nichtinfizierten Tieren

Die statistische Sicherung wurde in diesem Fall mit dem $\chi^2$-Verfahren nach PEARSON durchgeführt (entnommen aus KOLLER 1940, 1943).

$$\chi^2 = \frac{1}{n \cdot n'} \sum_{i} \frac{(z_i \cdot n' - z' \cdot n)^2}{z_i + z_i'}$$

wobei:

$z_i$ = beobachtete Anzahl der nicht infizierten Tiere in der $i$-ten Klasse,

$z_i'$ = beobachtete Anzahl der infizierten Tiere in der $i$-ten Klasse,

$n$ = Gesamtzahl der nichtinfizierten Tiere,

$n'$ = Gesamtzahl der infizierten Tiere.

Dabei war folgendes zu beachten: Bei den infizierten Tieren kommen zum Teil ausgesprochene Riesenformen (Neuhaus 1939, Daur 1949,

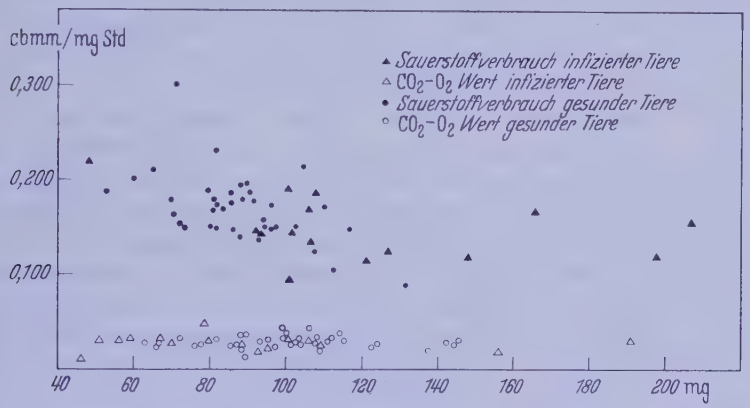



Abb. 4. Sauerstoffverbrauch und $CO_2$—$O_2$-Werte, jeweils bei gesunden und infizierten Tieren. (Erläuterungen im Text)

Boettger 1952/1953) vor, die größenmäßig bei den nichtinfizierten Tieren kein Gegenstück besitzen (Abb. 4). Um ein schiefes Bild zu vermeiden, mußten deshalb diese wenigen Exemplare außer Betracht gelassen werden. So wurde in der Rechnung der Gewichtsbereich von 40—110 mg erfaßt, jener Bereich also, in den der weitaus größte Teil der Tiere fällt. Es ergab sich dabei ein $\chi^2 = 5{,}74$. Das entspricht bei dem niedrigen Freiheitsgrad 1 einer Wahrscheinlichkeit, die nahe an der $2\sigma$-Grenze liegt. Oder in anderen Worten ausgedrückt: Mit fast 99% Sicherheit kann von einem Unterschied im Sauerstoffverbrauch bei infizierten und nichtinfizierten Tieren gesprochen werden.

**c) Der respiratorische Quotient.** Um den respiratorischen Quotienten größenordnungsmäßig festzulegen, wurden in 53 Versuchen, 37 mit nichtinfizierten und 16 mit infizierten Tieren, auch die $CO_2$—$O_2$-Werte ermittelt. Unterschiede zwischen infizierten und nichtinfizierten Schnecken zeigten sich nicht. Auch eine Abhängigkeit zwischen $CO_2$—$O_2$-Werten und dem Gewicht war nicht festzustellen. Die respiratorischen Quotienten,

$$RQ = \frac{(CO_2 - O_2) + O_2}{O_2},$$

errechnet aus den Mittelwerten sowohl des Sauerstoffverbrauchs wie der $CO_2$—$O_2$-Werte, lagen zwischen 0,78 und 0,84, etwas abhängig vom Wert des Sauerstoffverbrauchs und damit von der Größe der Tiere.

### *5. Diskussion der Ergebnisse*

Der statistisch gesicherte geringere Sauerstoffverbrauch kann folgende Ursachen haben.

1. Die Parasiten üben Einfluß auf die Gasstoffwechselaktivität der Schnecken aus. Dieser Einfluß kann auf verschiedenen Wegen erfolgen:

a) Die Trematoden setzen durch ihre Stoffwechselprodukte, die in den Stoffwechsel der Schnecken eingreifen und diese sogar schädigen, die Gasstoffwechselaktivität der Schnecken herab.

b) Die Bewegungsaktivität der Schnecken kann durch die Eigenbewegungen der Trematoden herabgesetzt sein. Es wurde z. B. wiederholt beobachtet, daß Tiere, die von Cercarien verlassen wurden, sich bis fast in den Schaleneingang zurückzogen und in dieser Stellung verharrten. Zwar sind die Bewegungen der Cercarien beim Verlassen ihrer Wirte besonders energisch und ihr Einfluß auf die Schnecken daher zu verstehen. Aber auch die Sporocysten ruhen nicht, denn die reifen Cercarien in ihnen sind aktiv und stoßen gegen die Sporocystenwand. Dies fällt besonders auf, wenn sie eine größere Anzahl ausdifferenzierter Cercarien enthalten.

c) Die Sporocysten könnten auch durch ihre große Zahl die Bewegungsfähigkeit und Bewegungsfreiheit ihrer Wirte stark einschränken. Denn meist war nicht nur die Mitteldarmdrüse von Sporocysten durchsetzt, sondern nahezu alle Organe mit Parasiten, die weit in die Leibeshöhle hineinragten, überzogen. Es hatte häufig den Anschein, als ob die ganze Schnecke mit Parasiten gefüllt sei.

Auf diese letzte Möglichkeit weist Boettger (1953) hin, wenn er schreibt: „Derartige Exemplare (mit starker Häufung von Parasiten) zeichnen sich durch auffallende Trägheit aus und scheinen in den Bewegungen oft behindert zu sein."

2. Eine zweite Gruppe von Möglichkeiten ergibt sich, wenn der Gasstoffwechsel des Parasitengewebes pro mg und Stunde wesentliche Unterschiede gegenüber dem Gasstoffwechsel des Schneckengewebes pro mg und Stunde zeigt.

a) Geringere Sauerstoffaufnahme könnte ihre Ursache in einem anaeroben Stoffwechsel der Parasiten haben. Der relativ niedrige respiratorische Quotient, das Fehlen höherer Fettsäuren als Ausscheidungsprodukte (Vogel und v. Brand 1933) im Gegensatz zu den Fasciolastadien der Wirbeltiere (v. Brand und Weinland 1924) sowie die ausreichende Versorgung des Schneckengewebes mit Sauerstoff der Außenwelt läßt diesen Fall im ganzen unwahrscheinlich werden.

b) Ebenfalls unwahrscheinlich ist ein geringerer Sauerstoffverbrauch pro mg Parasitengewebe im Vergleich zum Sauerstoffverbrauch pro mg Wirtsgewebe. Die Trematoden besitzen in der Zeit, in der sie sich in der Schnecke vermehren, sicher einen sehr intensiven Stoffwechsel, der in seiner Intensität kaum unter dem des Schneckengewebes liegen dürfte (W.W. Cort, D. J. Ameel, Anne van der Woude 1948, 1949a, 1949b, 1950a, 1950b, 1950c, 1952, 1953).

Es ist nicht möglich, nur eine einzige oder mehrere der oben angeführten Möglichkeiten als zutreffend zu bezeichnen, weil die sichere Beurteilung des Stoffwechsels der Parasiten fehlt. Um einen etwas tieferen Einblick in das Wirt–Parasiten-Verhältnis zu bekommen, wurde daher anschließend der Gasstoffwechsel der Parasiten für sich untersucht. Zunächst aber soll noch kurz auf die Versuche an *Galba truncatula* eingegangen werden.

Die geringe Größe dieser Tiere erforderte bei Einzeluntersuchungen eine erheblich längere Versuchsdauer von 14—16 Std. Trotz der stark verlängerten Versuchsdauer erreichte aber der durchschnittliche Manometerausschlag, dessen Umfang maßgeblich die Genauigkeit des Versuchs bestimmt, nicht das Ausmaß wie bei *Stagnicola palustris*. Da selbst bei *Stagnicola palustris* die Unterschiede zwischen parasitierten und nichtparasitierten Tieren gering sind, ist es daher erklärlich, wenn bei *Galba truncatula* nur individuelle Unterschiede gefunden wurden.

Durch die lange Versuchsdauer bedingt, kam noch folgendes hinzu: Die Wahrscheinlichkeit, daß die Tiere an der Glaswandung des Reaktionsgefäßes hochkrochen und sich dann weit in ihre Gehäuse zurückzogen, stieg mit wachsender Versuchsdauer stark an. Dadurch kam ein Unsicherheitsfaktor in das Experiment, der nicht auszuschalten war.

Diese beiden Gründe sind wohl maßgeblich dafür, daß bei dieser Art keine mathematisch gesicherten Unterschiede zwischen parasitierten und nichtparasitierten Tieren erhalten wurden.

## III. Die Untersuchung des Gasstoffwechsels der Sporocysten

### *1. Beschreibung der Apparatur*[1]

Der Gasstoffwechsel der Sporocysten wurde in einem Mikrorespirometer untersucht, wie es von Linderstrom-Lang und Holter 1943 beschrieben wurde.

*Das Prinzip.* Das Mikrorespirometer nach Linderstrom-Lang beruht auf dem Prinzip des Cartesischen Tauchers: Ein kleiner, hohler, an einer Stelle offener Glaskörper ist in seinem Gewicht so bemessen, daß er in einer Flüssigkeit, beispielsweise Wasser, gerade schwebt. Übt man auf diese Flüssigkeit einen Druck aus, so pflanzt sich der Druck bis zum Taucher fort. Das in den Glaskörper stets eingeschlossene

[1] Herr Dr. Horstmann vom Physiologisch-Chemischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg hat mir die Apparatur, die er mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft baute, leihweise überlassen. Dafür und für die Unterstützung, die er mir in jeder Hinsicht gab, möchte ich ihm an dieser Stelle herzlich danken.

Gasvolumen verdichtet sich unter dem Druck. Es dringt mehr Flüssigkeit in den Taucher ein, der Auftrieb wird geringer, und der Taucher sinkt. Bei Unterdruck verläuft der ganze Vorgang in umgekehrter Richtung.

Beim Mikrorespirometer nach LINDERSTROM-LANG ist es das lebende Objekt, das durch seine Atmungsaktivität, eventuell verbunden mit Absorptionserscheinungen an Lauge, im Taucher zunächst einen Unter- bzw. Überdruck erzeugt, der

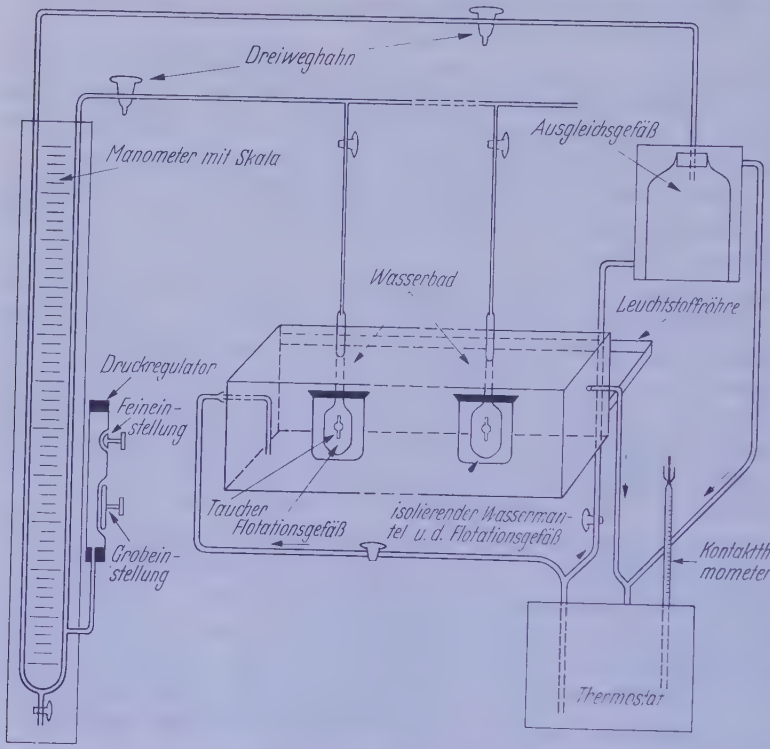



Abb. 5. Mikrorespirometer, beruhend auf dem Prinzip des Cartesischen Tauchers, mit Hilfseinrichtungen. (Erläuterungen im Text)

zu Verkleinerung bzw. Vergrößerung der eingeschlossenen Gasblase führt. Das „Flotationsmedium" im Taucher gibt infolge seiner Kommunikation mit dem äußeren Flotationsmedium den Druckänderungen nach. Der so veränderte Auftrieb kann durch Veränderung des Drucks auf den Taucher mit Hilfe eines Manometers kompensiert werden. Aus den Manometerständen zu Beginn und am Ende des Versuchs schließt man auf die Gasvolumenänderungen im Taucher zurück.

Der Aufbau der Apparatur (Abb. 5).

Das Kernstück der Apparatur, der Taucher, schwimmt in einer konzentrierten Salzlösung, dem sogenannten Flotationsmedium mit dem spezifischen Gewicht um 1,32. Das Gefäß für dieses Flotationsmedium ist von einem mit Wasser gefüllten Glaszylinder umschlossen, der in ein Wasserbad eintaucht. Die Temperatur des Wasserbades wird durch eine Thermostateneinrichtung mit Pumpe (s. Abb. 5) auf konstanter Temperatur gehalten. Der zusätzliche Wassermantel um das Flotations-

gefäß soll einseitige Erwärmung und damit verbundene Strömungen innerhalb des Flotationsmediums weitgehend ausschalten. Solch einseitige Erwärmungen können beispielsweise durch eine Beleuchtungseinrichtung mit starker Wärmestrahlung verursacht werden. Aus diesem Grunde wird als Lichtquelle eine Leuchtstoffröhre (Osram HNW 90 20 W pFZ) verwendet. Sie befindet sich etwa 15 cm vom Wasserbad entfernt.

Die Flotationsgefäße, im ganzen acht Stück, können über Schliffhähne einzeln mit dem Manometer verbunden werden. Grob- und Feintrieb dienen dazu, den Manometerstand genau einzustellen. Um Einflüsse des äußeren Luftdrucks weitgehend auszuschalten, ist der zweite Schenkel des Manometers mit einem Ausgleichsgefäß von etwa 2—3 Litern Rauminhalt verbunden. Mit Hilfe des Thermostaten, dessen Wasser dieses Gefäß umspült, wird der Luftraum im Ausgleichsgefäß auf konstantem Volumen gehalten.

Als Manometerflüssigkeit dient Brodiesche Lösung. Die recht beträchtliche Länge der Manometerschenkel (1,50 m) gestattet, Druckdifferenzen bis über 500 mm Brodiesche Lösung einzustellen.

Die Taucher (Abb. 6) bestehen aus einem Halsteil, an dessen unterem Ende sich meist eine kugelförmige Erweiterung befindet. Am Boden dieser Erweiterung ist ein Schwanzstück aus massivem Glas angeschmolzen. Es dient dazu,

1. den Schwerpunkt des ganzen Tauchers möglichst weit nach unten zu verlagern, damit er senkrecht im Wasser schwebt, und

2. durch sein Gewicht das Gesamtgewicht des Tauchers so einzustellen, daß dieser bei einem bestimmten Volumen an Hals- und Bodentropfen gerade im Flotationsmedium schwebt.

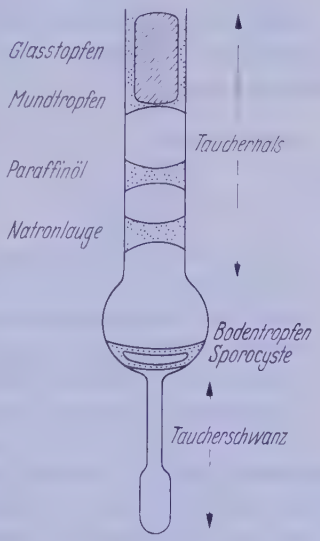



Abb. 6. Glastaucher (mit Füllung) für das Mikrorespirometer. (Erläuterungen im Text)

Die in den Tauchern eingeführten Flüssigkeitsmengen sind je nach Versuch und Tier verschieden. Meist befindet sich das zu untersuchende Objekt in einem kleinen Flüssigkeitstropfen am Boden des Tauchers. Es kann aber auch in einem Tropfen im Taucherhals eingebracht sein.

Soll der Sauerstoffverbrauch gemessen werden, so folgt ein kleiner Tropfen Natron- oder Kalilauge zur Absorption des Kohlendioxids, darüber, getrennt von der Lauge Paraffinöl, um Wasserverluste aus den darunterliegenden Tropfen zu vermeiden. Als Abschluß folgt der sogenannte Mundtropfen. Er besteht aus Flotationsmedium, von dem der Taucher umgeben wird. Durch seine Länge kann das Gesamtgewicht des Tauchers so variiert werden, daß zu Beginn des Versuchs bei dem gerade herrschenden Luftdruck nahezu die Gleichgewichtslage erreicht wird.

### *2. Durchführung der Versuche*

Die von mir verwendeten Taucher wurden aus Glaskapillaren nach der bei Holter (1943) beschriebenen Methode aus Jenaer Glas hergestellt. Es wurden ausschließlich Taucher mit kugelförmig geblasenen Erweiterungen verwendet.

Ihre Maße lagen bei

| | |
|---|---|
| Gesamtlänge | etwa 24 mm |
| Gesamtgewicht | etwa 50—60 mg |
| Gesamtvolumen | etwa 25 $\mu$l |
| Halsdurchmesser | etwa 1,5 mm |
| Halslänge | etwa 14 mm |
| Schwanzlänge | etwa 7 mm |

In allen Versuchen befanden sich die Sporocysten im untersten, aufgeblasenen Teil der Taucher in etwa 1 $\mu$l Ringerlösung. Die Ringerlösung hatte die bei FRIEDEL (1961a, 1961b, 1961c) angegebene Zusammensetzung von

| | |
|---|---|
| NaCl | 6,50 g pro Liter |
| KCl | 0,14 g pro Liter |
| $CaCl_2$ | 0,12 g pro Liter |
| $NaHCO_3$ | 0,10 g pro Liter |
| $NaH_2PO_4$ | 0,01 g pro Liter |

Sie unterschied sich aber von der Lösung nach FRIEDL in der Menge der Antibiotika, die bei meinen Versuchen 300 IE Penicillin-G-Kalium pro ml und 250 $\mu$g Streptomycinsulfat pro ml betrugen. Bei einer Reihe von Untersuchungen waren der Ringerlösung im Taucher zusätzlich Kohlehydrate, Glukose oder Glykogen, beigegeben.

Die Sporocysten an die richtige Stelle und unverletzt einzubringen, war der schwierigste Teil des ganzen Versuchs. Die einzige Methode, mit der sich genügend schnell und sicher arbeiten ließ, war folgende: Die Taucherkugel wurde zunächst bis zur Hälfte mit Ringerlösung gefüllt und das Tier, in einer Bremspipette (s. HOLTER) bis etwa 1 mm über die Pipettenöffnung angesaugt, auf die Ringerlösung aufgesetzt. Sobald die Pipette den Meniskus im Taucher berührt hatte, wurde sie wieder etwas gehoben, so daß gerade noch eine Verbindung zwischen Pipette und dem Bodentropfen bestand. Vorsichtig ließ ich nun das Tier aus der Pipette in den Bodentropfen absinken. Schließlich wurde die überschüssige Lösung aus der Taucherkugel entfernt.

Hob man die Pipette nicht, wie beschrieben, noch einmal an, so adhärierte häufig das Tier an der Pipette.

War zuwenig oder zuviel Lösung in der Taucherkugel, so setzte es sich leicht an der Taucherwand oder am Taucherhals fest. Kam es aber einmal so weit, so war es nahezu unmöglich, die Sporocyste unverletzt an die richtige Stelle zu bringen.

Für die spätere Berechnung war es wichtig, das Volumen des Bodentropfens samt Sporocyste festzustellen. Zu diesem Zweck wurde der Taucher einmal leer gewogen, das andere Mal, nachdem das Tier eingebracht war. Da sowohl das spezifische Gewicht der Ringerlösung wie das der Sporocyste ungefähr 1 waren, konnte aus der Wägung unmittelbar auf das Volumen geschlossen werden.

Wenn der Sauerstoffverbrauch festgestellt werden sollte, folgte als erster Halstropfen 1,5 $\mu$l 4% Natronlauge zur Absorption des Kohlendioxids. Er wurde, wie auch alle anderen Halstropfen mit Pipetten eingebracht, die an einem gut beleuchteten Pipettenständer (s. HOLTER 1943) befestigt waren (Abb. 7).

Der Taucher war dazu in einen Taucherhalter eingeklemmt, der mit Zahn und Trieb gehoben werden konnte und es so gestattete, die Pipetten in die Taucher einzuführen. Stellschrauben am Fuß des Taucherhalters ermöglichten eine genau koaxiale Einstellung von Taucher und Pipette (Abb. 8).

Die genau koaxiale und zentrische Einstellung der Pipette im Taucherhals war nötig, um zu verhindern, daß die eingebrachte Flüssigkeit zwischen Taucherhals und Pipette hochgezogen wurde. Dieser Gefahr sollte noch dadurch begegnet werden, daß die Taucher siliconiert wurden (SCHWARTZ 1949). Zu diesem Zweck wurden die neu gefertigten Taucher mit einer

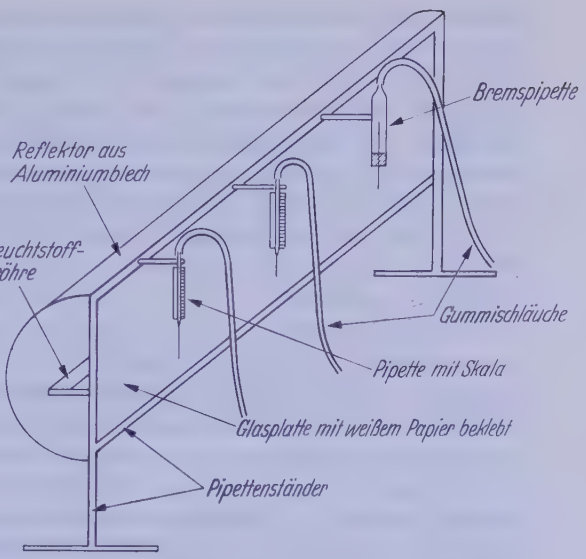



Abb. 7. Pipettenständer zur Füllung der Glastaucher. (Erläuterungen im Text)

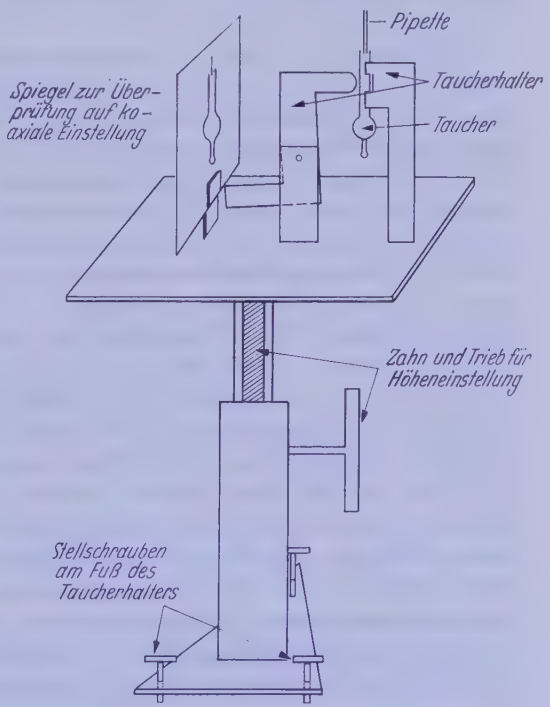



Abb. 8. Taucherhalter. (Erläuterungen im Text)

Lösung von Siliconharz RK (Wacker-Chemie) in Xylol 1:15 gefüllt, nach etwa 5 min diese Lösung abpipettiert und der Taucher anschließend mit 1 $cm^3$ reinem Xylol gespült. Nach halbstündigem Trocknen bei 60° C wurde der Siliconfilm bei 200° C 3 Std eingebrannt. Ein einmal siliconierter Taucher konnte mindestens 15mal verwendet werden, ohne daß sich irgendwelche Änderungen in den spezifischen Eigenschaften seines Siliconfilms zeigten.

Der nächste Tropfen, der eingebracht wurde, war in allen Fällen Paraffinöl vom spezifischen Gewicht 0,88. Auch hier wurde eine Menge von 1,5 $\mu$l verwendet.

Als Abschluß folgte schließlich noch der „Mundtropfen" aus Flotationsmedium. Seine Länge variierte, je nach der Größe des Bodentropfens, der ja nie genau abgemessen werden konnte. Mit Hilfe des Mundtropfens war es daher möglich, das Gewicht des fertig beschickten Tauchers so einzustellen, daß der eingebrachte Taucher zu Beginn des Versuchs gerade noch schwebte. Eine graphische Darstellung der Beziehung zwischen Bodentropfenvolumen und Mundtropfenlänge für jeden einzelnen Taucher ermöglichte es, die Mundtropfenlänge schnell und genau festzulegen. Die Länge dieses letzten Tropfens wurde unter einem Horizontalmikroskop (Fa. Ole Dich, Dänemark) auf 0,005 mm genau eingestellt.

Zum Schluß der ganzen Versuchsvorbereitungen wurde in diesen letzten Halstropfen noch ein kleiner Glasstopfen vom spezifischen Gewicht des Flotationsmediums eingesetzt, der dazu diente, die Diffusionsverluste auf ein Minimum herabzudrücken.

Nach diesen Vorbereitungen wurden die Taucher in die Flotationsgefäße eingebracht. Für alle Versuche war die Versuchstemperatur 25° C. Um vollständigen Temperaturausgleich zwischen Taucher und Medium zu erreichen, wurde erst 15 min nachdem die Taucher eingesetzt worden waren, mit der Messung begonnen. Zur Messung wurde, durch Druckverminderung am Manometer, der Taucher zum Schweben gebracht. Mit Hilfe des obenerwähnten Horizontalmikroskops wurde er auf eine ganz bestimmte, für einen Versuch konstante Höhe im Flotationsgefäß eingestellt. Protokolliert wurde erst, nachdem der Taucher mindestens 5 sec unverändert an der eingestellten Marke stehenblieb, ohne daß eine Korrektur am Manometer nötig gewesen wäre. Stets wurde unmittelbar nach einer Messung mit einer zweiten und häufig auch dritten Messung kontrolliert. Die Manometeränderungen wurden in Intervallen von etwa 20 min geprüft und protokolliert. Auch dabei wurden Kontrollmessungen durchgeführt.

Eine gewisse Komplikation erfuhren die Versuche insofern, als an ein und demselben Tier sowohl der Sauerstoffverbrauch wie auch der $CO_2$—$O_2$-Wert geprüft werden mußte, um Aussagen über den respira-

torischen Quotienten der Sporocysten zu ermöglichen. Die Unmöglichkeit, das Gewicht einzelner Sporocysten hinreichend genau zu ermitteln und damit den Gasstoffwechsel auf die Gewichtseinheit zu beziehen, ließ nur diesen einen Weg offen. Damit ergab sich aber gleichzeitig die Notwendigkeit, während eines Versuchs die Halstropfen im Taucher zu wechseln, da die Natronlauge bei der Bestimmung des $CO_2$—$O_2$-Wertes fehlen mußte. Technisch wurde diese Manipulation folgendermaßen durchgeführt: Zunächst wurde der ganze Taucher, nachdem er aus dem Flotationsmedium herausgenommen worden war, mit destilliertem Wasser abgespült. Dabei wurde auch der Glasstopfen herausgeschwemmt. Anschließend wurden die einzelnen Tropfen mit dünnen Stäbchen aus weichem Filtrierpapier abgesaugt und dann mit einer feinen Pipette der Hals des Tauchers mehrmals mit destilliertem Wasser ausgespült. (War der Taucherhals einmal mit Wasser gefüllt, so hielt der untere, vom Wasser gebildete Meniskus einem kräftigen Flüssigkeitsstrom gut stand.)

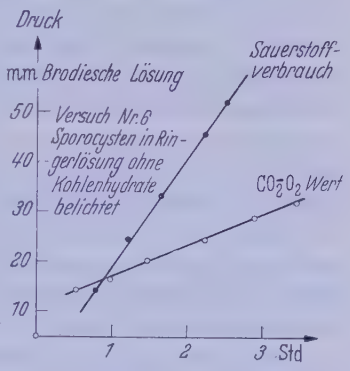



Abb. 9. Sauerstoffverbrauch und $CO_2$—$O_2$-Werte einer Sporocyste. (Erläuterungen im Text)

Schließlich wurde erneut mit weichen Filterpapierstäbchen abgesaugt und mit solchen aus hartem Filterpapier die letzten Reste an Wasser entfernt. Unmittelbar daran wurde der Taucher mit den neuen Halstropfen beschickt, mit Paraffinöl und Mundtropfen, wenn nun der $CO_2$—$O_2$-Wert ermittelt werden sollte, mit Natronlauge, Paraffinöl und Mundtropfen, wenn im zweiten Versuchsteil der Sauerstoffverbrauch gemessen werden sollte.

Um zu sehen, ob sich der Gasstoffwechsel in seiner Intensität und in seinem respiratorischen Quotienten während eines Versuchs änderte, wurde teils der Sauerstoffverbrauch, teils der $CO_2$—$O_2$-Wert zuerst gemessen. Es zeigte sich keine Beziehung zwischen dem Gasstoffwechsel und der freilich relativ kurzen Versuchsdauer. Dafür spricht auch die lineare Zunahme des Sauerstoffverbrauchs und des $CO_2$—$O_2$-Wertes mit der Zeit (Abb. 9).

Die Versuchsdauer erstreckte sich über etwa 270 min. Davon entfielen auf die Messung des Sauerstoffverbrauchs mit seinen hohen Manometerausschlägen im Durchschnitt 90 min, auf die der $CO_2$—$O_2$-Werte etwa 180 min, da hier die Manometerausschläge wesentlich geringer waren und im Grenzfall bei einem respiratorischen Quotienten von eins, den Wert Null erreicht hätten.

In einer ganzen Reihe von Fällen war es nötig, die Sporocysten im Dunkeln zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurde das Wasserbad mit schwarzer Pappe völlig gegen das Licht der Leuchtstoffröhre, die normalerweise die Apparatur beleuchtete, abgedeckt. Um trotzdem von Zeit zu Zeit die Manometeränderungen messen zu können, waren vor den Flotationsgefäßen kleine Öffnungen in die Pappe geschnitten, die aber mit Schiebern die meiste Zeit geschlossen waren.

Am Schluß eines jeden Versuchs folgte die Untersuchung der Sporocysten. Zu diesem Zweck wurde zuerst unter dem Binokular geprüft, ob das Tier noch unversehrt war, d.h. ob keine Cercarien während des Versuchs geschlüpft waren und ob die Sporocyste, durch die Bewegungen der Cercarien bedingt, noch pulsierte. Es war überraschend, daß bei allen durchgeführten Versuchen in keinem Fall die Cercarien frühzeitig geschlüpft waren, obwohl weitgehend ausdifferenzierte Cercarien jeweils in größerer Zahl vorhanden waren und die stark geänderten Umweltsbedingungen, wie höhere Temperatur, starke Lichteinwirkung, mechanische und durch die Ringerlösung bedingt, auch chemische Reize, solches Verhalten erwarten ließen.

Auf die Bedingungen, unter denen die Cercarien schlüpfen können, kann hier nicht eingegangen werden. Sie wurden von verschiedenen Autoren untersucht.

Nach der noch im Taucher erfolgten, etwas oberflächlichen Untersuchung der Sporocysten wurden diese mit einer Pipette aus dem Taucher entfernt und in Ringerlösung geöffnet. Bei dieser Gelegenheit wurde die Anzahl der undifferenzierten Keimballen und Cercarien, d.h. Cercarien, die noch nicht ihre typische Form erreicht hatten, abgeschätzt. Das Verhältnis lag stets bei etwa einem Drittel differenzierter und zwei Drittel undifferenzierter Cercarien. Die Cercarienentwicklung war in allen Fällen vom völlig undifferenzierten Keimballen bis zum ausgebildeten Tier zu verfolgen.

### *3. Das Tiermaterial*

Die Sporocysten wurden nur aus Schnecken der Art *Stagnicola palustris* Müll. isoliert. Ihre Cercarien stimmten mit *Cercaria helvetica* Dubois XXX 1929, von denen sie sich nur in der Länge des Bohrstachels unterschieden, fast vollständig überein (siehe Untersuchung der Schnecken).

Alle Schnecken entstammten dem gleichen Fundort, dem schon erwähnten kleinen Bach bei Erlangen-Bruck. Auch bei der Untersuchung der Parasiten wurden die Schnecken stets erst kurz vor dem Versuch gesammelt, um möglichst gleichartige physiologische Bedingungen bei allen untersuchten Tieren zu gewährleisten. Die einzelnen Sporocysten wurden in folgender Weise gewonnen: Die Schnecken wurden in Ringerlösung der oben angegebenen Zusammensetzung gebracht, ihr Gehäuse entfernt und dann die Leibeshöhle geöffnet. Sie wurden dann am Fuß und dem oberen Teil der Mitteldarmdrüse mit Pinzetten gepackt und möglichst weit auseinandergezogen, bzw. es wurde die Mitteldarmdrüse zerzupft. Meist waren dann kleine Gruppen von Sporocysten so weit freigelegt, daß mit Hilfe von Minu-

tienstiften einzelne Tiere isoliert werden konnten. Sie wurden mit einer Pipette aufgenommen, in 5 cm³ Ringerlösung überführt und 3 min darin belassen. Dieser letzte Schritt wurde noch zweimal mit je 5 cm³ Ringerlösung wiederholt. Dann wurden die Tiere in die Taucher eingebracht.

### *4. Diskussion von Apparatur und Methode*

Bei allen Versuchen wurden die, von LINDERSTROM-LANG (1943) gefordeten Bedingungen beachtet, die sich aus seiner auf physikalischen Gesetzen beruhenden Theorie ergeben. Auf diese Theorie, die Diffusions- und Absorptionsverhältnisse im Taucher, den Einfluß der Kapillarkräfte und viele andere Einflüsse berücksichtigt, kann hier nicht eingegangen werden. Dagegen müssen die folgenden Punkte erwähnt werden, da sie sich speziell auf meine Versuche beziehen.

Die gesamte Apparatur befand sich, wie vorher schon die Warburg-Apparatur, in einer Kammer mit Temperaturkonstanz, deren Temperatur auf der des Wasserbades gehalten wurde.

Die Manometerstände konnten auf $\pm 0{,}5$ mm genau abgelesen werden. Bei Gesamtausschlägen von etwa 35 mm bei der Messung des Sauerstoffverbrauchs und von etwa 10—20 mm im Falle der $CO_2$—$O_2$-Werte kann dieser Fehler vernachlässigt werden.

Die Taucherkonstanten $V$ der einzelnen Taucher — das sind die Gasvolumina, die im Taucher vorhanden sind, wenn er zu Beginn des Versuchs gerade schwebt — hängen davon ab, wie genau die tatsächlichen Volumina der Tropfen mit den Volumina, die in die Rechnung eingeführt werden, übereinstimmen. Sie lassen sich nach folgender Formel errechnen:

$$V = \frac{G_D + V_{oil} \cdot \varphi_{oil} + V_W \cdot \varphi_W - V_{oil} \cdot \varphi_M - V_W \cdot \varphi_M - \frac{G_D \cdot \varphi_M}{\varphi_{Gl}}}{\varphi_M}$$

wobei:

$G_D$ = Gewicht des leeren Tauchers,
$V_{oil}$ = Volumen des Paraffinöls,
$V_W$ = Volumina der wäßrigen Tropfen,
$\varphi_{oil}$ = spezifisches Gewicht des Paraffinöls,
$\varphi_W$ = spezifisches Gewicht der wäßrigen Tropfen,
$\varphi_M$ = spezifisches Gewicht des Flotationsmediums,
$\varphi_{Gl}$ = spezifisches Gewicht des Taucherglases.

Selbst wenn die Fehler, die beim Beschicken der Taucher entstehen können, sich in ungünstigster Weise addierten, käme man bei der Berechnung von $V$ nur auf einen Gesamtfehler von etwa 1,3%. Auf die Volumenänderung im Taucher, auf das gesuchte Ergebnis also bezogen, würde das bedeuten, daß z. B. der Sauerstoffverbrauch pro Stunde nicht $18{,}17 \cdot 10^{-3}$ mm³, sondern $18{,}42 \cdot 10^{-3}$ mm³ betragen würde. In Wirklichkeit dürfte aber der Fehler stets noch erheblich geringer sein.

Verdunstungsverluste der wäßrigen Tauchertropfen, d. h. Verluste, die auftreten, solange der Paraffinöltropfen noch nicht gesetzt ist, können völlig vernachlässigt werden. Selbst bei langsamstem Arbeiten war eine Volumenabnahme der Tropfen nicht festzustellen.

*5. Die Ergebnisse der Gasstoffwechseluntersuchungen an Sporocysten*

1. Der Sauerstoffverbrauch einer Sporocyste lag in allen geprüften Fällen in der Größenordnung von $30 \cdot 10^{-3}$ µl pro Stunde. Da die Größe der Sporocysten von Versuch zu Versuch verschieden war, schwankte auch der Sauerstoffverbrauch, und zwar in den Grenzen von $48 \cdot 10^{-3}$ µl pro Stunde und $21 \cdot 10^{-3}$ µl pro Stunde bei insgesamt 42 Versuchen.

2. Ein Einfluß von Licht auf den Sauerstoffverbrauch, wie er von HORSTMANN (1962) an Miracidien von *Fasciola hepatica* beobachtet wurde, kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die Versuchsergebnisse (Tabelle 1 und 2, vor allem aber Tabelle 3 und 4) machen ihn aber wahrscheinlich. Danach haben belichtete Tiere einen höheren Sauerstoffverbrauch als die unbelichteten.

Um aber diese Frage eindeutiger zu klären, wäre es wegen der starken Größendifferenzen unter den Sporocysten nötig, den Sauerstoffverbrauch zunächst auf die Gewichtseinheit zu beziehen und erst dann belichtete und unbelichtete Tiere miteinander zu vergleichen. Das Gewicht einzelner Sporocysten hinreichend genau zu bestimmen, war mir aber nicht möglich. Der Grund dafür war vor allem das an den Sporocysten anhaftende Wasser, dessen unkontrollierbare Menge die Fehlergrenzen zu weit auseinanderschob. Der an und für sich einfachste Ausweg, nur Tiere der gleichen Größe zu verwenden, war praktisch nicht durchführbar. Die Gestalt der Sporocysten variierte in ihrer äußeren Form zu stark, als daß Tiere mit nahezu identischen Dimensionen gefunden wurden.

3. Zur Ringerlösung zugegebene Kohlehydrate (entweder 10 mMol Glukose pro Liter oder 1 g Glykogen pro 100 ml) scheinen keinen Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch auszuüben. Aber auch das kann endgültig erst dann entschieden werden, wenn es gelungen ist, den Sauerstoffverbrauch auf die Gewichtseinheit zu beziehen.

4. Der respiratorische Quotient der Sporocysten, gefunden in Ringerlösung ohne Kohlehydrate und bei Beleuchtung mit der Leuchtstoffröhre der Apparatur, lag im Durchschnitt bei 0,78 (Tabelle 1 und Abb. 10). Wurde verdunkelt, so erhöhte er sich im Durchschnitt nur geringfügig auf 0,80 (Tabelle 2 und Abb. 10).

5. Bedeutend höher war der respiratorische Quotient, wenn die Ringerlösung 10 m-molar an Glukose war und gleichzeitig beleuchtet wurde. Er erreichte dann einen durchschnittlichen Wert von 0,91 (Tabelle 3 und Abb. 10).

Überraschend war der geringe respiratorische Quotient bei Tieren, die in der gleichen Ringerlösung, jedoch im Dunkeln untersucht wurden. Aber auch hier lag er mit durchschnittlich 0,86 noch erheblich höher als in den Versuchen, in denen Glukose fehlte (Tabelle 4 und Abb. 10).

6. Da die Hauptmenge der Glukose in der Schnecke in Form von Glykogen deponiert ist, war es wünschenswert, den Einfluß dieses Kohle-

Tabelle 1. *Ringerlösung, bestrahlt*

| *RQ* | Sauerstoffverbrauch mm³ |
|---|---|
| 0,79 | $47{,}8 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,77 | $26{,}8 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,77 | $33{,}4 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,80 | $29{,}6 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,77 | $35{,}0 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,79 | $28{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,77 | $37{,}2 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,77 | $41{,}4 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,81 | $28{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,79 | $27{,}1 \cdot 10^{-3}$ |

Tabelle 2. *Ringerlösung, verdunkelt*

| *RQ* | Sauerstoffverbrauch mm³ |
|---|---|
| 0,84 | $30{,}6 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,81 | $29{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,79 | $25{,}1 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,78 | $24{,}6 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,80 | $23{,}8 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,79 | $26{,}3 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,78 | $25{,}3 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,81 | $22{,}2 \cdot 10^{-3}$ |

Tabelle 3. *Ringerlösung, bestrahlt, 10 m Mol Glukose*

| *RQ* | Sauerstoffverbrauch mm³ |
|---|---|
| 0,91 | $32{,}7 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,90 | $25{,}7 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,94 | $25{,}0 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,89 | $30{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,91 | $31{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,92 | $27{,}4 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,90 | $36{,}5 \cdot 10^{-3}$ |

hydrats auf den Stoffwechsel der Sporocysten zu untersuchen (Tabelle 5 und Abb. 10).

Die Tiere wurden in 1% Glykogenlösung bei Beleuchtung untersucht. Auch hier ergab sich ein, gegenüber Versuchen ohne Kohlehydrate, höherer respiratorischer Quotient. Er erreichte aber, mit im Durchschnitt 0,85 nicht die Werte, die bei Zugabe von Glukose erreicht wurden.

Tabelle 4. *Ringerlösung, verdunkelt, 10 m Mol Glukose*

| *RQ* | Sauerstoffverbrauch mm³ |
|---|---|
| 0,84 | $38{,}3 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,88 | $45{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,84 | $30{,}3 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,86 | $22{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,85 | $24{,}4 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,85 | $25{,}8 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,90 | $24{,}5 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,87 | $27{,}6 \cdot 10^{-3}$ |

Tabelle 5. *Ringerlösung, bestrahlt, Glykogen 1%*

| *RQ* | Sauerstoffverbrauch mm³ |
|---|---|
| 0,84 | $41{,}6 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,85 | $28{,}2 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,85 | $31{,}9 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,83 | $30{,}0 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,88 | $30{,}7 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,85 | $26{,}8 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,86 | $29{,}6 \cdot 10^{-3}$ |
| 0,84 | $28{,}7 \cdot 10^{-3}$ |

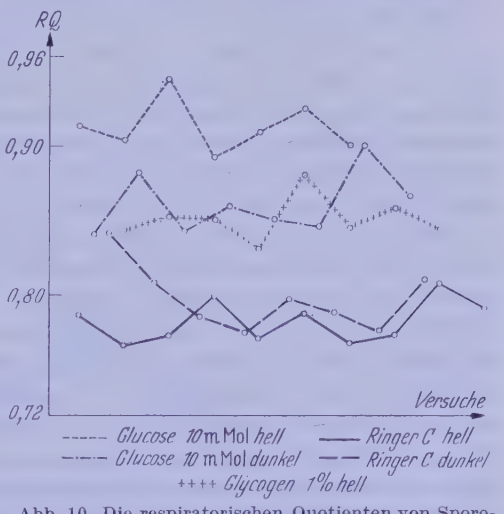



Abb. 10. Die respiratorischen Quotienten von Sporocysten in Abhängigkeit von dem sie umgebenden Medium. Jeder Punkt steht für einen Versuch. (Erläuterungen im Text)

### *6. Diskussion der Ergebnisse*

1. Der große Einfluß, den die Glukose auf den respiratorischen Quotienten der Sporocysten ausübt, zeigt zunächst einmal, daß die Parasiten in der Lage sind, Glukose aus dem sie umgebenden Medium aufzunehmen und in ihren Betriebsstoffwechsel einzubauen. In der natürlichen Umgebung der Sporocysten, der Körperflüssigkeit der Schnecken, wurde allerdings kaum Glukose gefunden. Bei der „Enzymatischen Bestimmung der wahren Glukose

(Farb-Test)" im Blut von *Limnaea stagnalis* nach den Vorschriften der Firma C. F. Boehringer & Soehne GmbH, Mannheim, ergab sich nur der minimale Gehalt von etwa 1,67 mg-%. Im Vergleich dazu die Glukosekonzentration in der Ringerlösung: 18000 mg-%.

*Limnaea stagnalis* wurde zu dieser Untersuchung herangezogen, weil diese Art gegenüber *Stagnicola palustris* den Vorteil einer wesentlich größeren Menge an Körperflüssigkeit besitzt. Da beide Arten zur Familie der Limnaeidae gehören, dürfte dieses Ergebnis auch für *Stagnicola palustris* gültig sein.

Ob die außerordentlich geringe Glukosekonzentration im Blut einen steigernden Einfluß auf den Gasstoffwechsel ausüben kann, ist fraglich.

2. Es hat sich gezeigt, daß der respiratorische Quotient geringer war, wenn die Sporocysten zwar in Ringerlösung mit Glukose, aber bei Dunkelheit untersucht wurden. Das kann folgendermaßen erklärt werden: Nach Palm (1962) ist die Glukose (in Form von Glykogen) die Hauptenergiequelle für die Bewegung der Cercarien. Da jede Sporocyste etwa ein Drittel fast fertig ausgebildeter Cercarien aufwies und diese Cercarien bei stärkerer Belichtung aktiver in der Sporocyste herumkrochen (das ließ sich unter dem Binokular direkt beobachten), ist so der höhere respiratorische Quotient erklärlich. Denn der verstärkte Verbrauch von Glukose verschiebt bei aerobem Stoffwechsel den respiratorischen Quotienten in Richtung auf $RQ = 1$ hin.

Die Aktivitätssteigerung der Cercarien kann auch den höheren Sauerstoffverbrauch bei belichteten Sporocysten erklären.

Bei der Untersuchung in Ringerlösung ohne Kohlehydrate ergeben sich dagegen bei Verdunklung respiratorische Quotienten, die im allgemeinen geringfügig höher als bei Belichtung sind. Die Ursache dafür dürfte wohl darin zu suchen sein, daß die Cercarien noch nicht genügend mit Kohlehydraten, als Reservestoffe, ausgestattet sind. In diesem Fall werden wohl Fette abgebaut (Palm 1962).

3. Glukose, die ja nachgewiesenermaßen Einfluß auf den Gasstoffwechsel der Sporocysten ausübt, kommt in der Schnecke hauptsächlich in Form des Polysaccharids Glykogen vor. Nach den Untersuchungen von Hurst (1927) nimmt der Glykogengehalt der befallenen Schnecken ab. Es war nun von Interesse, zu wissen, ob die Sporocysten in der Lage sind, diese Reserven anzugreifen. Der erhöhte respiratorische Quotient, der sich in einer 1%-Glykogenlösung ergab, zeigt, daß dies der Fall sein kann. Zwei Wege sind denkbar, auf denen die Sporocysten Glykogen aufnehmen können: Einmal, indem die Makromoleküle direkt resorbiert werden. Für diese Möglichkeit sprechen Untersuchungen von Horstmann (1962) an Miracidien von *Fasciola hepatica*. Zum anderen wäre auch denkbar, daß die Glykogenmoleküle außerhalb der Sporocyste durch deren Fermente in Glukosemoleküle gespalten werden und diese Bruchstücke dann durch die Sporocystenwand permeieren.

4. Daß Glukose einen höheren respiratorischen Quotienten hervorruft als Glykogen, obwohl die tatsächliche Kohlehydratkonzentration bei den Versuchen mit Glykogen wesentlich größer war (1,8 g Glukose pro Liter im Vergleich zu 10 g Glykogen pro Liter), dürfte ihren Grund darin haben, daß die kleineren Glukosemoleküle schneller an den Ort des Verbrauchs gelangen können als die Makromoleküle des Glykogens. Das Polysaccharid muß zudem, gleichgültig ob außerhalb oder innerhalb der Sporocyste, erst noch in die Monosaccharidmoleküle zerlegt werden. Das erfordert aber auch eine gewisse Zeit.

5. Wenn man alle Ergebnisse der Untersuchung des Gasstoffwechsels an infizierten und parasitenfreien *Stagnicola palustris* und des Gasstoffwechsels der Sporocysten überblickt, ergibt sich folgendes Bild:

Obwohl der Unterschied im Sauerstoffverbrauch zwischen infizierten und parasitenfreien Schnecken statistisch gesichert ist, ergibt sich eine, in bezug auf den Gasstoffwechsel weitgehende Anpassung des Parasiten an seinen Wirt, sowohl hinsichtlich der Quantität wie auch der Qualität. Nicht nur, daß der respiratorische Quotient der Parasiten in den gleichen Grenzen wie bei den nichtbefallenen Schnecken schwankt (von den Versuchen mit Glukose abgesehen, auf deren Ausnahmestellung weiter oben näher eingegangen wurde), sondern auch der Sauerstoffverbrauch des Parasitengewebes liegt nur wenig über dem des Schneckengewebes. So betrug der Sauerstoffverbrauch des Schneckengewebes im Durchschnitt 0,170 $mm^3$ pro mg und Stunde, der des Parasitengewebes 0,195 $mm^3$ pro mg und Stunde.

Dieser letzte Wert, die 0,195 $mm^3$ pro mg und Stunde, wurde auf folgendem Weg gewonnen:

Es wurden 40mal jeweils zwischen 15 und 20 Sporocysten ausgewogen und aus dem Gewicht dieser im ganzen 723 Parasiten ein Durchschnittsgewicht von 0,153 mg pro Sporocyste ermittelt. Das ergibt ziemlich genau 6,5 Sporocysten pro mg. Das Gewebe dieser 6,5 Sporocysten verbraucht aber, bei durchschnittlich $30 \cdot 10^{-3}$ $\mu l$ pro Stunde Sauerstoffverbrauch einer Sporocyste, im ganzen 0,195 $mm^3$ pro mg und Stunde. Dadurch, daß immer gleich eine größere Anzahl an Parasiten gemeinsam gewogen wurde, konnte das Durchschnittsgewicht einer Sporocyste ziemlich genau bestimmt werden. Denn die Fehler und Ungenauigkeiten einer Wägung verteilten sich so auf 15—20 Tiere.

Betrachtet man nun, von der Untersuchung der Parasiten her, den etwas geringeren Sauerstoffverbrauch der befallenen gegenüber dem der nichtbefallenen Schnecken, so kann dieser seine Ursache nur in der verringerten Gasstoffwechselaktivität der Schnecken selbst haben, denn es wurde kein geringerer Sauerstoffverbrauch pro mg Parasitengewebe festgestellt. Von einem anaeroben Stoffwechsel der Parasiten kann erst recht nicht die Rede sein.

Daß die Ausscheidungen der Parasiten die Schnecken schädigen und so deren Gasstoffwechsel herabsetzen, ist eine Möglichkeit der Erklärung. Morphologisch-histologische Untersuchungen von Faust (1920), Kjerschow-Agersborg (1924), Hurst (1927), Neuhaus (1940/1949) und Daur (1949) legen dies nahe. Andererseits spricht aber der des öfteren beschriebene Riesenwuchs bei befallenen Schnecken (Neuhaus 1939, Daur 1949 und Boettger 1952/1953) eher für eine stimulierende Wirkung der Parasiten auf den Gesamtstoffwechsel der Schnecken. Aus diesem Grund ist die verringerte Sauerstoffaufnahme der befallenen Tiere am wahrscheinlichsten auf deren herabgesetzte Bewegungsaktivität zurückzuführen.

Von Interesse ist es auch, daß es Sporocysten sind, die so weitgehend an den Gasstoffwechsel der Schnecken angepaßt sind.

Im Vergleich zu Redien stellen die Sporocysten die morphologisch viel weiter parasitisch veränderte Trematodenform dar, für die die weitgehende physiologische Einpassung in die Wirtsverhältnisse am ehesten zu erwarten ist. Morphologie und Physiologie sind sozusagen parallel geordnet. Die Redien mit ihrer reicher gegliederten und parasitär weniger veränderten Gestalt haben vielleicht auch in ihrem physiologischen Verhalten viel schwächere Einpassung in die Wirtsverhältnisse. Aus den Befunden an Sporocysten sollte man daher zunächst nur Schlüsse auf andere Sporocystenformen, nicht dagegen auf Redien ziehen.

## Zusammenfassung

1. Der Sauerstoffverbrauch pro mg nichtinfizierter *Stagnicola palustris* ist, statistisch gesichert, dem Gesamtgewicht nicht linear proportional. Bei den infizierten Tieren scheinen ähnliche Verhältnisse zu herrschen.

2. Nach dem $\chi^2$-Verfahren von Pearson kann ein Unterschied im Sauerstoffverbrauch zwischen nichtbefallenen und befallenen Schnecken statistisch gesichert werden.

Die nichtbefallenen veratmen pro Gewichtseinheit mehr Sauerstoff als die befallenen Tiere.

3. Der geringere Sauerstoffverbrauch der befallenen Schnecken wird auf deren verringerte Bewegungsaktivität zurückgeführt.

4. Die Sporocysten sind in der Lage, sowohl Glukose wie Glykogen aus dem sie umgebenden Medium aufzunehmen und zu veratmen.

5. Lichteinwirkung aktiviert die Kriechbewegungen der in der Sporocyste zu etwa einem Drittel vorhandenen Cercarien. Gleichsinnig damit erhöht sich der respiratorische Quotient, wenn den Tieren Glukose geboten wird.

6. Der Parasit ist in den Stoffwechsel seines Wirts so eingefügt, daß sich hinsichtlich des Gasstoffwechsel, sowohl qualitativ wie quantitativ kein nennenswerter Unterschied ergibt.

## Literatur


Ameel, D. J., W. W. Cort, and A. van der Woude: Germinal development in the mothersporocyst and redia of *Halipegus Excentricus* Thomas 1939. J. Parasit. **35**, 569—578 (1949).

— — — Germinal masses in redial embryos of an echinostome and psilostome. J. Parasit. **35**, 579—582 (1949).

Bertalanffy, L. v.: Stoffwechseltypen und Wachstumstypen. Biol. Zbl. **61** (1941).

Biochem. Taschenbuch, Hrsg. H. M. Rauen. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956.

Boettger, C. R.: Größenwachstum und Geschlechtsreife bei Schnecken und pathologischer Riesenwuchs als Folge einer gestörten Wechselwirkung beider Faktoren. Verh. dtsch. zool. Ges. Freiburg **47**, 468—487 (1952).

— Riesenwuchs der Landschnecke *Zebrina* (*Zebrina*) *detrita* (Müll.) als Folge parasitärer Kastration. Arch. Molluskenkde **82**, 4—6, 151—152 (1953).

Brand, Th. v., u. E. Weinland: Über tröpfchenförmige Ausscheidungen bei *Fasciola hepatica*. Z. vergl. Physiol. **2** (1924).

Bueding, E.: Carbohydrate metabolism of *Schistosoma mansoni*. J. gen. Physiol. **33**, 475—495 (1950).

Cort, W. W., D. J. Ameel, and A. van der Woude: Studies on germinal development in rediae of the trematode order Fasciolatoidea Szidat 1936. J. Parasit. **34**, 428—451 (1948).

— — — The germinal mass in the rediae of *Triganodistomum mutabile* (Cort) Trematoda: Lissorchiidae. J. Parasit. **36**, 145—151 (1950).

— — — Germinal material in the rediae of *Clinostomum marginatum* (Rudolphi). J. Parasit. **36**, 157—163 (1950).

— — — Development of the mother and daughter sporocysts of a snake plagiorchioid, *Lechriorchis primus* (Trematoda, Reniferidae). J. Parasit. **38**, 187—202 (1952).

Daur, M.: Die Einwirkungen von Trematoden auf Wasserschnecken. Ein Beitrag zum Wirt-Parasit-Verhältnis. Inaug.-Diss. Friedr.-Alex.-Univers. Erlangen 1949.

Dubois, G.: Les cercaires de la région de Neuchâtel. Bull. Soc. neuchâteloise Sci. nat. **53** (N.S. **2**) (1929).

Faust, E. C.: Pathological changes in the gastropod liver produced by fluke infection. Bull. John Hopk. Hosp. **31** (1920).

Friedl, F. E.: Observations of the survival of rediae in vitro. J. Parasit. **47** (1961).

— Studies on larval *Fascioloides magna*. I. Observations of the survival of rediae in vitro. J. Parasit. **47** (1961).

— Studies on larval *Fascioloides magna*. II. In vitro survival of axenic rediae in amino acids and sugars . J. Parasit. **47**, 244—247 (1961).

Füsser, H., u. F. Krüger: Vergleichende Versuche zur Atmungsphysiolog. von *Planorbis corneus* und *Limnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata). Z. vergl. Physiol. **33**, 14—52 (1951).

Goil, M. M.: Rate of oxygen consumption in trematode parasites. Z. Parasitenk. **18**, 435—440 (1958).

— Physiological studies on trematodes. *Fasciola gigantica* rate of oxygen consumption. Z. Parasitenk. **20**, 568—571 (1961).

Grembergen, G. v.: Le métabolisme respiratoire du trematode *Fasciola hepatica* Linn. 1758. Enzymologia **13**, 241—257 (1949).

Harnisch, O.: Untersuchungen über den Gaswechsel von *Fasciola hepatica*. Z. vergl. Physiol. **17**, 365—386 (1932).

Holter, H.: Technique of the cartesian diver. C. R. Lab. Carlsberg, Sér. chim. **24**, No 17—18, 399—478 (1943).

Horstmann, H. J.: Sauerstoffverbrauch und Glykogengehalt der Eier von *Fasciola hepatica* während der Entwicklung der Miracidien. Z. Parasitenk. **21**, 437—445 (1962).

Hunter, W. S., u. W. B. Vernberg: Studies on oxygen consumption in digenetic trematodes. J. exp. Parasit. **4**, 54—61 (1955).

Hurst, C. T.: Structural and functional changes produced in the gastropod mollusc, *Physa occidentalis*, in the case of parasitism by larvae of *Echinostoma revolutum*. Univ. Calif. Publ. Zool. **29** (1927).

Kjerschow-Agersborg, H. P.: Studies on the effect of parasitism upon the tissues. Quart. J. micr. Sci. **68** (1924).

Koller, S.: Allgemeine statistische Methoden in speziellem Blick auf die menschliche Erblehre. In: Handbuch der Erbbiologie des Menschen, Hrsg. G. Just, Bd. II. Berlin: Springer 1940.

— Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, Aufl. II. Dresden u. Leipzig: Theodor Steinkopff 1943.

Lazarus, M.: The respiratory metabolism of helminths. Aust. J. Sci. Res. B3, 245—250 (1950).

Leiper, R. T.: Report on the result of the bilharzia mission in Egypt. J. roy. Army med. Cps **25** (1925).

Liebsch, W.: Über die Atmung einiger Heliciden. Diss. Berlin 1928.

Linderstrom-Lang, K.: On the theory of the cartesian diver micro respirometer. C.R. Carlsberg, Sér. chim. **24**, No 17—18, 334—398 (1943).

Mehl, S.: Die Lebensbedingungen der Leberegelschnecke (*Galba truncatula* Müll.). Arb. aus d. Bayr. Landesanstalt f. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1932, S. 177.

Müller, G.: Morphologie, Lebensablauf und Bildungsort der Blutzellen von *Lymnaea stagnalis* Linn. Diss. Erlangen 1955.

Neuhaus, W.: Der Einfluß von Parasiten auf das Schalenwachstum von *Zebrina detrita* (Müll.). Arch. Molluskenkde **71**, 120—135 (1939).

— Parasitäre Kastration bei *Bithynia tentaculata*. Z. Parasitenk. **12**, 65—77 (1940).

— Hungerversuche zur Frage der parasitären Kastration bei *Bithynia tentaculata*. Z. Parasitenk. **14**, 300—319 (1949).

Palm, V.: Glykogen- u. Fettstoffwechsel bei *Cercaria limnaea ovata*. Z. Parasitenk. **22**, 261—266 (1962).

Pijoan, M., L. Kozloff, and R. E. Kuntz: The influence of inorganic salts and glucose on the oxygen consumption of *Schistosoma mansoni* cercariae. Naval Med. Res. Inst. Nat. Naval Med. Center, Bethesda, Md., Research Project X-535, Report No 5 (1945).

Precht, H.: Die Lungenatmung der Süßwasserpulmonaten. Z. vergl. Physiol. **26**, 696—739 (1939).

Ringleb, F.: Mathematische Methoden der Biologie. Leipzig u. Berlin: Teubner 1939.

Rothschild, M.: Further observations on the effect of trematode parasites on *Peringia ulvae* (Pennant 1777). Novitates zoologicae **41**, 84—102 (1938).

Schwartz, S.: The use of a silicon coating on the cartesian diver microgasometer. C.R. Lab. Carlsberg, Sér. chim. **27**, No 5—6, 79—92 (1949).

Vogel, H., u. Th. v. Brand: Über das Verhalten des Fettes in den einzelnen Entwicklungsstadien von *Fasciola hepatica* und seine Beziehungen zum Exkretionssystem. Z. Parasitenk. **5**, 425—431 (1933).

Walton, O.: Liver rot of sheep and bionomics of *Limnaea truncatula* in the Aberystwith area. Parasitology **10**, 232—266 (1918).

Woude, A. v. d.: The early development of the sporocysts of the Strigeoidea (Trematoda). J. Parasit. **39**, 38—44 (1953).

Dr. W. Becker,
Zoologisches Institut der Universität,
852 Erlangen, Universitätsstr. 19

## Lebenslauf

Am 26. April 1937 wurde ich, Wilhelm Philipp Paul Becker als Sohn des Studienrates Philipp Becker und seiner Ehefrau Maria, geb. Brütting, in Ansbach/Mfr. geboren. Im Herbst 1943 trat ich in Ebermannstadt/Ofr. in die erste Klasse der Volksschule ein. Die dritte bis fünfte Klasse der Volksschule besuchte ich in Ansbach und trat am 10. September 1948 in die Oberrealschule Ansbach über. An dieser Schule war ich neun Jahre lang. Im Juni 1957 legte ich dort mit Erfolg meine Reifeprüfung ab.

Vom Wintersemester 1957/58 bis Sommersemester 1959 studierte ich an der Universität Erlangen, im Wintersemester 1959/60 an der Universität München und vom Sommersemester 1960 bis zum Wintersemester 1962/63 wieder in Erlangen Biologie, Chemie, Geographie für das Lehramt an höheren Schulen. Im Herbst 1962 legte ich in Erlangen den ersten Teil der wissenschaftlichen Prüfung in den Fächern Biologie und Geographie, im Herbst 1963 den zweiten Teil in Chemie ab.

Seit 11. Dezember 1963 bin ich der Oberrealschule Fürth zur Referendarausbildung zugewiesen.